2339

RENDICONTI DELLA R. ACCADEMIA DI
Classe di scienze fisiche, matematiche e naturali
Estratto dal vol. XIII, 1° sem., serie 5ª, fasc. 4°. — Seduta del 21 febbraio 1904.

Op 43/25

TEORIA DELLA TONICITÀ MUSCOLARE

FONDATA SULLA DOPPIA INNERVAZIONE DEI MUSCOLI STRIATI

NOTA

DEL SOCIO

ANGELO MOSSO

R. ISTITUTO
DI
PSICOLOGIA SPERIMENTALE
Prof. E. E. PELLEGRINI
1935 - n. 1472

ROMA
TIPOGRAFIA DELLA R. ACCADEMIA DEI LINCEI

PROPRIETÀ DEL CAV. V. SALVIUCCI

1904

BIBLIOTECA
PSICOLOGIA
UNIVERSITÀ DI TORINO
R
op. 2/35

R. ISTITUTO
DI
PSICOLOGIA SPERIMENTALE
Fondazione E. E. PE. LEBRINI
1935 - n. 1472
2339

Fisiologia. — *Teoria della tonicità muscolare fondata sulla doppia innervazione dei muscoli striati.* Nota del Socio A. Mosso.

Grützner (1) per spiegare le differenze che si osservano nella contrazione dei muscoli secondo la natura e l'intensità degli eccitamenti, ammise che entrassero in azione due parti diverse del medesimo muscolo. Fino da quando studiai la contrattura nei muscoli dell'uomo per mezzo dell'ergografo (2) avevo sperato che colla teoria del Grützner si potesse spiegare la tonicità dei muscoli e la contrattura, ed ebbi uno scambio di lettere con lui e feci delle esperienze in proposito.

È noto come Grützner abbia ammesso che i muscoli rossi adempiano l'ufficio di un supporto interno (*innere Unterstützung*).

« Questi mantengono il muscolo fermo in una determinata lunghezza media, che naturalmente sarà tanto più piccola quanto più sono abbondanti le fibre rosse. Quando si eccita questo muscolo così raccorciato con un eccitamento non troppo forte, si contraggono le sue parti più eccitabili che sono quelle bianche e questa contrazione succede più rapida. Quanto più forte sarà l'eccitamento, tanto maggiore sarà l'attività che prendono al processo di contrazione le parti più lente, ed a questo modo sollevasi la curva del tetano ». Così Grützner spiegava perchè sulla contrazione delle parti rosse di un muscolo potessero sovrapporsi le contrazioni più rapide delle parti bianche.

Dopo che Grützner aveva dimostrato che un muscolo non può considerarsi come una unità fisiologica, si cercò quale funzione avessero le varie sostanze che formano il muscolo. Biedermann (3) accettando l'idea emessa dal Retzius nel 1881 nel suo lavoro fondamentale intorno al sarcoplasma (4) che questa sostanza serva solo alla nutrizione, ammise che i muscoli ricchi di sarcoplasma resistessero di più alla fatica che non i muscoli chiari i quali contengono meno sarcoplasma. È probabile come ammise Grützner che nella

(1) P. Grützner, Arch. f. d. g. Physiologie, Band. 41, 1887, pag. 280.
(2) A. Mosso, Archives ital. de Biologie, tome XIII, pag. 165.
(3) W. Biedermann, Elettrophysiologie I Abth., pag. 109, 1895.
(4) Retzius, *Muskelfibrille und Sarkoplasma.* Biol. Untersuch. 1881.

produzione del tetano vi prendano una parte diversa le due qualità di fibre che costituiscono il muscolo: ma finora l'analisi fisiologica non è ancora giunta a qualche conclusione sicura.

Quando Fano (1) scoprì le oscillazioni del tono nel cuore dell'*Emys europaea*, ammise che il doppio ritmo funzionale delle orecchiette avesse luogo in due parti differenti del muscolo auricolare: ma non andò oltre in tale affermazione e non ha specificato quali fossero queste parti. La teoria di Fano ha una certa affinità con quella del Grützner, solo che invece di attribuire a fibre di differente natura la contrazione lenta del tono e quella più rapida delle contrazioni ordinarie, suppone che le medesime fibre constino di due elementi dei quali uno produce il cambiamento di tono e l'altro le contrazioni ritmiche.

Fano affermando la natura *miogenetica* delle oscillazioni del tono, attribuì l'assenza di questo fenomeno nei ventricoli alla differenza essenziale nella natura della fibra muscolare di queste due regioni cardiache (2).

A queste due teorie del Grützner e del Fano, se ne può aggiungere una terza; ed è quella della doppia innervazione che io propongo, secondo la quale le medesime fibre possono alternativamente e secondo la natura delle eccitazioni che provengono dalle fibre midollate, o da quelle del simpatico, produrre ora una contrazione lenta ed ora una contrazione rapida in modo indipendente l'una dall'altra.

La presente Nota desidero sia accolta come una semplice comunicazione preliminare. Devo interrompere le ricerche sul tono dei muscoli respiratori per ultimare un volume intorno alla depressione barometrica: ma spero di poter riprendere presto questo studio e nello scrivere quest'appendice alle ricerche precedenti (3), intendo solo mostrare con una discussione teorica quanto sia ragionevole, e non infruttuosa la speranza di spiegare le scosse muscolari, la tonicità, ed il tetano per mezzo della struttura anatomica dei muscoli.

La teoria del sarcoplasma.

Come ulteriore sviluppo della teoria del Fano, il Bottazzi ne propose un'altra (4).

(1) G. Fano, *Ueber die Tonusschwankungen der Atrien des Herzens von Emys europaea.* Beiträge zur Physiologie. Carl Ludwig, 1887, pag. 297.

(2) *Dictionnaire de Physiologie*, par Charles Richet. Tome IV, pag. 98.

(3) A. Mosso, *Azione dei centri spinali sulla tonicità dei muscoli respiratori.* Giornale della R. Accademia di Medicina di Torino, 13 novembre 1903.

(4) Ph. Bottazzi, *The oscillation of the auricular Tonus in the Batrachian Heart.* The Journal of Physiology, vol. XXI, pag. 1, 1897; Archives italiennes de Biologie, Tome 26, pag. 380.

Cito le sue parole [1]:

« Alle due materie che costituiscono la fibra muscolare attribuisco le proprietà generali della eccitabilità e della contrattilità, ed ammetto, che la sostanza anisotropa eseguisca i movimenti rapidi e sia eccitabile, e che il sarcoplasma eseguisca i moti più lenti, che esso abbia la funzione semplice ed oscura del tono, e sia meno eccitabile ».

Questa ipotesi del Bottazzi mi parve soddisfacente fino a quando ho creduto con lui che quanto maggiore è la quantità di sarcoplasma nelle fibre muscolari, altrettanto fossero più intense le oscillazioni di tonicità. Bottazzi, in base a tale concetto, affermava: » che non si osservano le oscillazioni del tono nelle fibre muscolari che hanno raggiunto un grado più elevato di evoluzione e nelle quali il sarcoplasma è ridotto ad un minimum ». Ora noi ci troviamo, in seguito alle mie esperienze sui muscoli respiratori dei mammiferi, in condizioni di ragionamento quasi opposte, perchè in muscoli nei quali il sarcoplasma è scarsissimo abbiamo veduto prodursi delle oscillazioni di tonicità fortissime e pel loro aspetto identiche a quelle osservate negli animali inferiori da Fano e Bottazzi. Rimando il lettore ai tracciati che scrissi in un capitolo speciale e nella tavola VI della Memoria sulla respirazione di lusso [2]: e alle ultime indagini che feci sull'azione dei centri spinali sulla tonicità dei muscoli respiratori. In base ai risultati che diedero i miei ultimi studî dove la contrazione tonica è nettamente seperata dalla contrazione ritmica del respiro, non si può ammettere pei muscoli dei mammiferi quanto ha supposto per quelli degli animali inferiori il Bottazzi « che il sarcoplasma riceva gli stimoli esterni e che li accumuli quando sono insufficienti, e che tutti i processi chimici e fisici che producono secondariamente il fatto meccanico della contrazione nella sostanza anisotropa del muscolo striato risiedano nel sarcoplasma ».

Noi siamo obbligati ad essere tanto più diffidenti in seguito ai nuovi fatti osservati, perchè già quando Bottazzi emise la sua ipotesi vi erano degli istologi valenti i quali negavano che il sarcoplasma sia una parte costituente normale della fibra muscolare.

Citerò fra questi A. von Kölliker [3] il quale disse « Das *Sarcoplasma* scheint mir der von Kühne nachgewiesene flüssige Besthandtheil der Muskelfasern zu sein... das gewisse Autoren irrthümlich als einen normalen Bestandtheil der Muskelfasern angesehen haben ».

Kölliker trovò in questa sostanza interstiziale dei granuli (interstitiellen Körner) che portano il suo nome e Knoll fece uno studio importante di questi granuli e del sarcoplasma nei muscoli striati [4].

(1) Archiv. für Physiologie 1901 Sup. Band, pag. 419.

(2) A. Mosso, Archives italiennes de Biologie, Tome VII, pag. 48.

(3) A. v. Kölliker, *Handbuch der Gewebelehre des Menschen.* I B, 1889, pag. 362.

(4) Ph. Knoll, *Ueber helle und trübe, weisse und rothe quergestreifte Musculatur.* Sitzungsberichte der k. Akad. d. W. Wien, B. XCVII, pag. 456, 24 oct. 1889.

Le ricerche dei fisiologi intorno alle funzioni del sarcoplasma sono discordanti e questo si capisce pensando all'estrema difficoltà che presenta lo sperimentare direttamente su tale sostanza.

Tra le ricerche che tendono a scemare l'importanza funzionale del sarcoplasma basta ricordare le osservazioni fatte da Engelmann (1), le quali dimostrarono che nella contrazione esce del liquido dalla sostanza isotropa per entrare nell'anisotropa. Certo questa affermazione dell'Engelmann ci allontana dal concetto pure così seducente del Bottazzi (2) « che il sarcoplasma sia un luogo ove si raccoglie l'energia non solo per il meccanismo proprio della sua funzione, ma anche per il materiale contrattile che si è differenziato nelle fibre striate ».

Del resto anche Bottazzi riconobbe che il sarcoplasma nei vari tessuti muscolari subì una differenziazione speciale nelle sue proprietà fondamentali: così che la loro irritabilità e contrattilità non dipendono più dalla quantità del solo sarcoplasma. È su questa base che dobbiamo cercare una nuova teoria la quale fondandosi sulla struttura anatomica delle fibre muscolari più differenziate, possa spiegare il fenomeno della tonicità e del duplice movimento quello rapido e quello tardo e simile alla contrazione dei muscoli lisci.

Teoria della duplice innervazione.

La doppia innervazione delle fibre striate trovata ora nei mammiferi, può spiegare meglio il fenomeno della tonicità dei muscoli. Bremer (3) osservò pel primo nel 1882 questa doppia innervazione: dopo vennero le ricerche di Grabower (4) il quale vide nei muscoli dell'uomo che oltre alla fibra midollata, penetra non raramente nell'apparecchio terminale una fibra non midollata.

Le ricerche recenti di Aldo Perroncito (5) mostrarono colla più grande evidenza che oltre alle fibre mieliniche che danno luogo alle arborizzazioni terminali, arriva in esse un secondo sistema di fibrille nervose di una finezza estrema che si comportano in una maniera caratteristica.

Questa duplice innervazione è un fatto anatomico importante, perchè i mutamenti che succedono nei muscoli per la contrazione lenta della tonicità

(1) T. W. Engelmann, *Mikroscopische Untersuchungen über die quergestreifte Muskelsubstanz.* Arch. f. d. g. Physiologie, 1873, vol. VII, pag. 155.

(2) Ph. Bottazzi, Arch. f. Physiologie 1901, Sup. Band, pag. 415.

(3) Bremer, *Ueber die Endingungen der markhaltigen und marklosen Nerven im quergestreiften Muskel,* Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 21, pag. 164.

(4) Grabower, *Ueber die Nervenendigungen im menschlichen Muskel.* Arch. f. mik. Anatomie Band 60, 1902, pag. 1.

(5) A. Perroncito, *Études ultérieures sur la terminaison des nerfs dans les muscles à fibres striées.* Archives italiennes de Biologie, tome 38°, 1902, pag. 393.

rassomigliano effettivamente a quelli che l'eccitazione del simpatico produce nei muscoli lisci dei vasi sanguigni, della vescica, delle intestina ecc. La funzione fisiologica va pienamente d'accordo colla struttura anatomica. Occupandosi delle placche motrici nei muscoli striati, Aldo Perroncito vide non solo che oltre alle fibre midollate che danno luogo alle tipiche arborizzazioni terminali, arriva un secondo sistema di fibre nervose di estrema finezza il quale entro alla stessa placca forma un' intreccio fine e caratteristico, ma egli affermò recentemente che queste siano diramazioni del simpatico (1).

È questo un campo nuovo di studi che si apre all' indagine. Sono dolente che questo mio scritto sembri un attacco alla dottrina di un mio Collega pel quale ho un'ammirazione profondissima: ma sono costretto a cercare un' ipotesi che metta meglio d'accordo la struttura anatomica colla funzione fisiologica dei muscoli negli animali superiori.

Il muscolo cardiaco è però una cosa tanto diversa dai muscoli respiratorî, e dai flessori delle dita da me studiati nell'uomo, che subito si affaccia il dubbio che sia inutile paragonare i fenomeni della tonicità studiati da Fano e Bottazzi con quelli da me esaminati. Non ho ricordato i fisiologi che accolsero favorevolmente la dottrina del Bottazzi, nè quelli che l'hanno combattuta, perchè ritengo superflua una tale discussione fino a che il Bottazzi si limita ad applicare la sua teoria agli animali inferiori. Ho dovuto parlarne perchè non trovai nei suoi scritti alcun cenno che escluda la possibilità di applicare la teoria del sarcoplasma ai mammiferi.

Ancora in un suo ultimo scritto il Bottazzi affermò (2): « che tutte le strutture ricche in sarcoplasma mostrano con maggior facilità i fenomeni della contrattura e del tono, e che queste appariscono sempre più forti quanto più un tessuto muscolare è ricco di sarcoplasma ». Tale affermazione non va d'accordo colle mie esperienze sulla contrattura e sulle oscillazioni della tonicità dei muscoli nell' uomo e negli animali superiori, nei quali è scarsissimo il sarcoplasma e sono invece spiccatissimi i fenomeni della contrattura e della tonicità, e però sono mio malgrado obbligato a cercare un'altra dottrina. Forse non sarà vera neppure questa della doppia innervazione; ma non sarà inutile aver formulato questo problema perchè altri lo risolva prima che io abbia il tempo di farlo.

Seguendo l'esempio di Fano e Bottazzi non sarà difficile decidere se la eccitazione del simpatico modifichi la contrazione dei muscoli striati nei mammiferi.

Dalle ricerche precedenti che fece il Bottazzi sull' *Emys europaea* (3)

(1) Aldo Perroncito, *Sulle terminazioni nervose nei muscoli a fibre striate.* Comunicazione fatta al Congresso della Società italiana di Patologia. Firenze 5, 7 ottobre 1903.

(2) Ph. Bottazzi, Archiv. f. Physiologie, 1901 Sup. Band, pag. 420.

(3) F. Bottazzi, Rivista di scienze biologiche. Aprile 1899.

e sull'esofago del rospo [1] risultò che: se si stimola il simpatico destro mentre l'atrio compie le note « oscillazioni del tono » l'effetto principale che si osserva consiste in un considerevole abbassamento generale e progressivo del tono del preparato muscolare, scomparsa o quasi delle oscillazioni del tono e notevole aumento dell'altezza delle contrazioni ritmiche elementari. L'effetto non segue immediatamente alla stimolazione. Tra l'inizio della stimolazione e la completa scomparsa delle oscillazioni, intercede un tempo considerevole durante il quale l'atrio qualche volta compie ancora una oscillazione. Se le oscillazioni del tono sono eccessivamente accentuate, la stimolazione del simpatico non riesce ad abolirle completamente.

Non possiamo però servirci di questi risultati per intravedere con l'induzione cosa succederà nei muscoli dei mammiferi; perchè si deve prima stabilire se le oscillazioni del tono osservate nei muscoli della respirazione nei mammiferi sono della stessa natura di quelle studiate da Fano e Bottazzi. L'affermazione di Gaskell [2] che egli non osservò mai nulla di simile nelle orecchiette della tartaruga di terra, lascia sorgere il dubbio che le oscillazioni del tono osservate da Fano e Bottazzi non siano un fatto normale. Ho provato ad aprire delle *Emys* robuste, speditemi da Ferrara appena raccolte, e non mi riuscì mai di osservare nelle orecchiette una modificazione della tonicità simile a quella che si vede nei tracciati. Neppure adoperando il microscopio riscontrai le oscillazioni del tono. Questo certo non basterebbe per affermare che manchino normalmente, sebbene nei vasi sanguigni, nell'esofago e nella vescica si vedano in condizioni normali le variazioni del tono.

Tutti coloro che hanno ripetuto le osservazioni di Fano e Bottazzi sul tono delle orecchiette nell'*Emys europaea*, sanno che i tracciati sono tanto più belli quanto più questi animali si conservano da lungo tempo nel laboratorio, la circolazione è languente, bassa la temperatura e cattiva la nutrizione: onde viene il dubbio che si tratti di un fenomeno che precede la morte del cuore: quando cioè non è più normale il ricambio fisiologico nel muscolo cardiaco.

Per questo il fenomeno non diviene meno importante; ma siamo obbligati a determinare con esattezza la sua natura per classificarlo. Succede nella tonicità dei muscoli, quanto si è veduto per le oscillazioni della pressione sanguigna nelle arterie dove ora si distinguono almeno quattro differenti specie di oscillazioni completamente simili nell'aspetto, le quali sono prodotte da meccanismi diversi e che devono perciò rimanere distinte per la natura loro. Tale classificazione apparisce necessaria anche per le oscillazioni del tono muscolare.

(1) Idem., Archives italiennes de Biologie. Tome 33, 1909, pag. 282.
(2) Schäfer, *Text-book of Physiology*, vol. 2, pag. 197.

Se le oscillazioni del tono studiate da Fano e Bottazzi fossero un fenomeno patologico, non sarebbe punto da meravigliarsi se l'eccitazione del simpatico avesse sul tono dei muscoli striati dei mammiferi un'azione diversa.

Fino ad ora non si è veduto che le fibre muscolari cardiache abbiano una doppia innervazione. Sarà utile fare delle indagini in questo campo; certo sarebbe un fatto importante se la doppia innervazione del cuore procedesse distinta fino dentro a ciascuna fibra; ma anche se questo si verificasse, credo non si potrebbero paragonare le oscillazioni del tono nei muscoli respiratori a quelle dell'atrio del cuore dell' *Emys europaea*, delle fibre liscie dell'esofago degli animali inferiori. Ammesso dunque che siano due cose diverse, credo essere scusato se oso lanciare un'ipotesi prima di averla provata e solo perche essa mi sembra la spiegazione più semplice dei fenomeni da me osservati. Tanto nei muscoli del torace, quanto nel diaframma, non solo le oscillazioni della tonicità sono identiche a quelle dei vasi sanguigni e a quelle che studiai insieme con Pellacani [1] nella vescica dell'uomo, ma sono due fenomeni indipendenti fra loro; cosicchè mentre la tonicità presenta delle variazioni sue proprie, altre succedono in modo indipendente nel ritmo e nella forza dei moti più rapidi del respiro.

Secondo ogni probabilità il tono delle fibre muscolari sarebbe una funzione autoctona delle cellule nervose e specialmente di quelle del simpatico che si genera nei centri stessi. Le mie esperienze con Pellacani sui movimenti della vescica, dove abbiamo veduto che quest'organo poteva distendersi senza che si modificasse il tono delle fibre muscolari, prova che non si tratta di un riflesso che dipenda dagli eccitamenti periferici.

Vi è probabilmente nella struttura del muscolo una sostanza contrattrattile che reagisce a due eccitamenti, l'uno dei quali viene dalle fibre midollate e l'altro dalle fibre del simpatico.

[1] A. Mosso e P. Pellacani, Archives italiennes de Biologie. Tome I, 1882, pag. 97.